

**Contribution à la connaissance de l'histoire des Iguanidés
(Reptiles, Squamates) par la confrontation de divers critères :
types d'innervation reconnus aux deux membres,
présence ou absence de pores fémoraux et préaux**

par Sabine RENOUS-LÉCURU et Robert JULLIEN *

Résumé. — Les Iguanidés donnent une impression de grande homogénéité, mais si nous abordons l'étude de divers systèmes anatomiques, nous mettons rapidement en évidence divers groupes dans ce vaste ensemble. Nous comparons ici les résultats obtenus par l'étude du trajet des nerfs desservant les muscles des loges dorsale et ventrale du zeugopode et ceux résultant de l'examen de la présence ou de l'absence de pores. Nous avons étudié séparément les Iguanidés américains et les Iguanidés du Pacifique, divisés en trois lots, ceux qui peuplent l'archipel des Galapagos, celui des îles Fidji et Tonga et les formes malgaches.

Abstract. — The Iguanidae give an impression of great homogeneity, but after study of different anatomical systems, various groups may be obviously seen in this important mass. In the present work, we compare the results obtained by the study of the course of the nerves supplying the muscles of the dorsal and ventral parts of the zeugopod with those from the presence or absence of pores. The American and Pacific Ocean Iguanidae have been studied separately; the latter being divided into three parts: Galapago islands, Fiji and Tonga, Malagasy.

1

INTRODUCTION

La famille des Iguanidés appartient à l'infra-ordre des Iguaniens qui constitue incontestablement un ensemble homogène. Il comprend encore les Agamidés et les Chaméléonidés, déjà très spécialisés dans l'arboricolisme. Les documents paléontologiques susceptibles de nous éclairer sur les relations qui existaient autrefois entre ces trois familles de Lacertiliens restent malheureusement fort peu nombreux, trop peu pour nous permettre de retracer les principales étapes de l'histoire de la lignée qu'ils composent. De ce fait, il devient extrêmement difficile de comprendre la répartition géographique actuelle de ces groupes et surtout celle, très particulière, des Iguanidés, sur laquelle nous allons nous arrêter. Ces animaux occupent, en effet, outre la presque totalité du continent américain

* *Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.*

et des îles qui s'y rattachent plus ou moins étroitement (Galapagos et Antilles), Madagascar d'une part et les îles Fidji et Tonga d'autre part. Ces zones de peuplement sont, nous le voyons, très éloignées les unes des autres et d'ailleurs approximativement équidistantes sur une carte du monde. Les Iguanidés ne se retrouvent actuellement en nul autre endroit et il convient de remarquer que les Agamidés ne pénètrent pas là où les représentants de la famille précédente sont installés. Cette étrange distribution n'a pas été sans retenir l'attention de beaucoup d'auteurs et certains pensent que les Iguanidés ont dû refluer devant les Agamidés, sans doute plus compétitifs, pour se maintenir seulement dans les régions où nous les rencontrons aujourd'hui.

Les Iguanidés donnent une impression d'homogénéité. Cependant, si nous abordons l'étude de divers systèmes anatomiques, nous mettons rapidement en évidence des variations dont l'importance est appréciable. Celles qu'offre le trajet des nerfs desservant les muscles des loges dorsale et ventrale du zeugopode ont déjà fait l'objet d'une première note (JULLIEN et RENOUS, 1972). L'observation d'autres types de variations, comme la présence ou l'absence de pores, conduit également à la création de groupes au sein de la famille. Aussi, la confrontation de quelques-uns de ces critères responsables de cette diversification est-elle souhaitable pour une meilleure compréhension des Iguanidés et, par là, des Iguanians.

C'est dans cette optique que nous plaçons ce travail, sans toutefois nous aventurer très loin dans le raisonnement, tant le problème reste dès l'abord d'interprétation délicate. Tout au plus souhaitons-nous montrer que des caractères empruntés à la morphologie interne, et paraissant *a priori* mineurs aux systématiciens, peuvent apporter quelques lumières nouvelles, sans aucun doute importantes pour l'histoire d'une lignée.

MATÉRIEL

Les animaux que nous avons disséqués nous ont été, pour la plupart, obligeamment prêtés par M. le Professeur GUIBÉ, Directeur du Laboratoire d'Herpétologie du Muséum.

Dans la liste qui suit, les animaux ont été groupés selon leurs types d'innervation. Nous avons tenu compte de la répartition géographique de chaque genre et mentionné les espèces examinées.

Types d'innervation LA

Galapagos	<i>Amblyrhynchus</i> (<i>A. cristatus</i> Bell)
Fidji, Tonga	<i>Brachylophus</i> (<i>B. fasciatus</i> (Browg.))
Sud-est de l'Amérique du Nord	<i>Callisaurus</i> (<i>C. draconoides</i> Blainv.)
Galapagos	<i>Conolophus</i> (<i>C. subcristatus</i> Gray)
Amérique centrale	<i>Ctenosaura</i> (<i>C. acanthura</i> Shaw)

Antilles, Amérique centrale	<i>Cyclura</i> (<i>C. carinata</i> Harlau)
Sud-ouest de l'Amérique du Nord	<i>Dipsosaurus</i> (<i>D. dorsalis</i> Baird et Birard)
Amérique centrale	<i>Enyaliosaurus</i> (<i>E. quinquicarinatus</i> Gray)
Amérique du Nord	<i>Holbrookia</i> (<i>H. texana</i> Troschel)
Amérique intertropicale	<i>Iguana</i> (<i>I. iguana</i> Lin.)
Amérique du Sud, Antilles, Bahamas	<i>Leiocephalus</i> (<i>L. carinatus</i> Gray)
Amérique du Nord	<i>Phrynosoma</i> (<i>P. cornutum</i> Gray)
Amérique du Sud	<i>Plica</i> (<i>P. plica</i> Linné)
Amérique du Sud	<i>Proctotretus</i> (<i>P. pectinatus</i> D. et B.)
Amérique du Nord	<i>Sauromalus</i> (<i>S. ater</i> A. Dum.)
Ouest de l'Amérique du Sud	<i>Stenocercus</i> (<i>S. roseiventris</i> d'Orb.) (<i>S. humeralis</i> Günth.)
Amérique du Sud	<i>Strobilurus</i> (<i>S. torquatus</i> Wieg.)
Amérique du Sud, Galapagos	<i>Tropidurus</i> (<i>T. albemarlensis</i> Baur) (<i>T. delanonis</i> Baur) (<i>T. peruvianus</i> Lesson) (<i>T. torquatus hispidus</i> Spix)
Amérique du Nord	<i>Uma</i> (<i>U. scoparia</i> Cope)
Amérique du Sud	<i>Uracentron</i> (<i>U. azureum</i> Cope)
Amérique du Nord, Mexique	<i>Uta</i> (<i>U. elegans</i> Yarrow) (<i>U. thalassina</i> Cope)

Types d'innervation LB

Amérique intertropicale, Antilles	<i>Anolis</i> (<i>A. princeps</i> Blgr.) (<i>A. valencienni</i> D. et B.)
Amérique intertropicale	<i>Basiliscus</i> (<i>B. vittatus</i> Wieg.)
Cuba	<i>Chamaeleolis</i> (<i>C. chamaeleonides</i> D. et B.)
Amérique intertropicale	<i>Corytophanes</i> (<i>C. hernandezi</i> Wieg.)

Amérique du Nord	<i>Crotaphytus</i> (<i>C. collaris collaris</i> Holbr.)
Amérique du Sud	<i>Cupriganus</i> (<i>C. achalensis</i> Gallardo)
Patagonie	<i>Diplolaemus</i> (<i>D. bibroni</i> Bell)
Amérique du Sud	<i>Enyalioides</i> (<i>E. laticeps festae</i> Paracca)
Amérique du Sud	<i>Enyalus</i> (<i>E. bibroni</i> Blgr.)
Amérique centrale	<i>Laemactus</i> (<i>L. longipes</i> Wieg.)
Amérique, sud de l'Équateur	<i>Liolaemus</i> (<i>L. kingi</i> Bell) (<i>L. nigromaculatus</i> Wieg.)
Amérique du Sud	<i>Liosaurus</i> (<i>L. belli</i> D. et B.)
Amérique du Sud	<i>Morunasaurus</i> (<i>M. annularis</i> O'Shang)
Colombie	<i>Phenacosaurus</i> (<i>P. heterodermus</i> A. Dum.)
Chili	<i>Phymaturus</i> (<i>P. palluma</i> Molina)
Amérique intertropicale	<i>Polychrus</i> (<i>P. marmoratus</i> Merr.)
Amérique du Nord et centrale	<i>Sceloporus</i> (<i>S. undulatus</i> Fitzing.)
Amérique du Sud	<i>Uraniscodon</i> (<i>U. superciliosa</i> Lin.)
Amérique du Nord, Mexique	<i>Urosaurus</i> (<i>U. graciosus</i> Hallow)
Amérique du Sud	<i>Urostrophus</i> (<i>U. vautieri</i> D. et B.)

Types d'innervation VB

Madagascar	<i>Chalarodon</i> (<i>C. madagascariensis</i> D. et B.)
Madagascar	<i>Oplurus</i> (<i>O. sebae</i> D. et B.)

I. — RAPPEL DE CARACTÈRES ÉTUDIÉS RESPONSABLES D'UNE CERTAINE HÉTÉROGÉNÉITÉ DES IGUANIDÉS

Comme nous l'avons annoncé dans l'introduction, les caractères dont nous tiendrons compte sont divers. Nous les aborderons successivement.

a) TYPES D'INNERVATION DÉTERMINÉS PAR LES VARIATIONS DU TRAJET DE NERFS DES-SERVANT LES MUSCLES DU ZEUGOPODE

Au membre antérieur des Lacertiliens, le nerf ulnaire, dont dépendent les muscles fléchisseur ulnaire et épitrochléo-anconé, peut emprunter deux voies. Dans l'une, il s'incorpore au tronc fléchisseur brachial jusqu'au coude ; là, il s'isole en même temps que les nerfs médian et interosseux, innerve les deux muscles cités plus haut puis circule sous le fléchisseur ulnaire jusqu'au carpe. Dans ce cas, le nerf demeure toujours profond. C'est un type d'innervation que HAINES a nommé Varanide et que nous avons symbolisé (LÉCURU, 1968) par la lettre V. Dans l'autre, il se sépare plus rapidement du tronc fléchisseur, émerge de la musculature avant le coude et contourne l'épicondyle avant de s'enfoncer de nouveau sous les muscles fléchisseur ulnaire et épitrochléo-anconé pour retrouver ensuite la fin du trajet précédent. Ici, le nerf ulnaire est superficiel sur une partie de son parcours ; c'est un type d'innervation que HAINES a qualifié de Lacertide et que nous avons symbolisé par la lettre L.

Au membre postérieur, les fibres nerveuses destinées aux muscles de la loge dorsale du zeugopode peuvent aussi emprunter deux voies. Elles utilisent, dans l'une, le canal, du nerf péronier ; c'est un premier type de trajet auquel a été attribué (JULLIEN, 1968) la lettre A. Dans l'autre, elles cheminent en profondeur avec les fibres du nerf interosseux ; c'est alors un nouveau type d'organisation appelé B.

Nous dirons donc, pour résumer, que deux types de trajets sont possibles à chacun des membres des Lacertiliens, L ou V au membre thoracique, A ou B au membre pelvien, si bien que chaque animal se trouve caractérisé par l'une quelconque des quatre associations : LA, LB, VA ou VB. Nous verrons ultérieurement lesquelles se rencontrent chez les Iguanidés.

b) PRÉSENCE OU ABSENCE DE PORES FÉMORAUX OU PRÉANAUX

Ces pores, représentant le débouché de véritables glandes, s'ouvrent généralement au niveau d'un pli de la face ventrale de la cuisse, qui peut entrer en contact avec le support. Cette situation très particulière justifie l'emploi de « pores fémoraux » que l'on utilise couramment pour les désigner. Parfois, cependant, ces pores se situent dans la région

cloacale (en avant du cloaque) et l'on parle alors de pores préanaux. Il faut ajouter que certains Lacertiliens possèdent ou des glandes fémorales ou des glandes préanales, tandis que d'autres les présentent toutes. Cependant, les auteurs semblent ne faire aucune distinction entre elles. Le rôle exact de ces glandes n'est d'ailleurs pas encore bien connu (J. P. GASC, A. LAGERON et J. SCHLUMBERGER, 1970). L'emplacement de chaque pore est fréquemment indiqué extérieurement par un produit de sécrétion qui forme une petite excroissance plus ou moins jaunâtre qui fait saillie. Le nombre de ces pores est extrêmement variable ; parfois un seul, parfois toute une rangée marque le pli de la face ventrale de la cuisse. Si la présence de glandes fémorales ou préanales, caractère facile à reconnaître sur l'animal, a été retenue par les systématiciens, il faut cependant constater que la détermination est grande si l'on étudie leur répartition systématique. Nous reviendrons sur cette image peu cohérente de la distribution de ces pores à travers les diverses familles, et ceci fera l'objet d'une autre note. Les Iguanidés que nous examinerons dans ce travail sont peut-être les seuls à présenter une répartition systématique intéressante de cette formation.

II. — RÉFLEXION SUR CES CARACTÈRES

Si les pores n'apparaissent pas chez tous les représentants de cette famille, les quatre types d'innervation L, V, A et B y existent par contre. Ils constituent d'ailleurs, comme l'indique la liste p. 254, trois des quatre associations possibles, LA, LB et VB.

Nous avons montré dans des travaux précédents que les types L et A étaient les plus répandus chez les Lacertiliens et qu'ils couvraient tout l'espace occupé par eux actuellement dans le monde. Les types B et V n'en occupent par contre qu'une partie. L et A se rencontrent aussi chez tous les autres Tétrapodes, mais V et B n'apparaissent que chez les Lacertiliens et c'est pourquoi nous estimons qu'ils représentent des caractères nouvellement acquis venus se greffer sur le fond commun LA. L'étude de la distribution de ces divers types nous a permis de supposer que la pénétration de la nappe initiale LA par V et B avait pu se faire du sud vers le nord et que V et B, dominants, s'étaient imposés à L et A. Seuls les morcellements géographique et génétique auraient pu freiner leur extension.

Chez les Iguaniens, nous avons vu dans une note précédente que le type B avait supplanté A chez les Agamidés, les Chaméléonidés et les Iguanidés malgaches. Le remplacement n'a, par contre, pas été total chez les Iguanidés américains et A et B se mêlent dans les diverses sous-familles : les Iguaninés possédant A, les Anolinés et les Basiliscinés B, les Tropicurinés et les Sceloporinés surtout A et un peu B.

Le caractère L, initial comme A, s'est beaucoup mieux maintenu chez les Iguaniens puisqu'il caractérise encore la plupart des Iguanidés et la totalité des Agamidés. Le caractère V ne se rencontre, lui, que chez les Chaméléonidés et les Iguanidés malgaches. Ce seul fait isole ces deux groupes de tous les autres Iguaniens du monde. Par l'étude de la répartition de ce type V, plus tard venu que L, nous avons conclu que les Chaméléonidés ne s'enracineraient pas dans les Agamidés mais qu'ils dériveraient plutôt d'une partie de la nappe iguanienne où les trois caractères suivants auraient pénétré : les caractères V et B,

actuellement retrouvés chez les Iguanidés malgaches, et l'acrodontie qui marque, en dehors des Chaméléonidés, les Agamidés.

Les glandes fémorales et préanales, quant à elles, semblent n'apparaître que chez les Lacertiliens et nous ne pensons pas qu'elles puissent être rapprochées des nombreuses glandes cutanées des Batraciens. Quant à la ressemblance morphologique avec les glandes sébacées des Mammifères, il n'y a probablement là qu'une analogie de structure. Comme Pont appelé J. P. GASC, A. LAGERON et J. SCHLUMBERGER (1969) de nombreux auteurs rattachent « ces organes à un ensemble de glandes épidermoïdes, de forme variable suivant les groupes, qui caractérisent les Lépidosauriens (Rhynchocéphales et Squamates) ». Aussi la présence de pores (c'est-à-dire de glandes) nous paraît être un caractère nouvellement acquis, comme la possession des types nerveux V et B, et ceci par rapport au caractère plus général et plus ancien : l'absence de pores (= de glandes). Cette apparition ne se serait faite que dans une seule lignée, correspondant à la souche lacertilienne.

Les Chaméléonidés et les Iguanidés malgaches sont dépourvus de glandes fémorales et préanales, les Iguanidés américains, comme les Agamidés, par contre, peuvent en avoir. Pour plus de précision nous ajouterons que les Iguaninés, dans lesquels ETHERIDGE inclut les genres *Amblyrhynchus* et *Conolophus* des îles Galapagos et le genre *Brachylophus* des îles Fidji et Tonga, comme la plupart des Scéloporinés, montrent des pores. Quelques genres d'Anolinés et de Basiliscinés en ont aussi. Quant aux Tropicurinés, des pores préanaux existent chez les mâles de plusieurs espèces.

En résumé, nous voyons que par le jeu de ces deux catégories de caractères, types de trajet nerveux au bras et à la jambe d'une part, et présence ou absence de pores fémoraux et préanaux au membre postérieur d'autre part, l'ensemble homogène que constituent les Iguanidés se scinde en un certain nombre de groupes. Les formes malgaches s'isolent d'emblée, et en bloc, par le type V présent au membre thoracique et l'absence de pores au membre pelvien. Ce sont cependant les Iguanidés américains très composites qui retiennent davantage l'attention et nous les étudierons en premier. Ceux de Madagascar ne seront abordés qu'en dernier lieu et ils nous permettront plus facilement d'étendre notre discussion à l'ensemble des Iguaniens, par le jeu des comparaisons avec les familles des Chaméléonidés et des Agamidés.

III. — LES IGUANIDÉS DU CONTINENT AMÉRICAIN ET DES ANTILLES

a) EXAMEN DE LA RÉPARTITION DES TYPES NERVEUX A ET B (fig. 1)

Tous les Iguanidés du continent américain sont de type L au membre antérieur et de type A ou B au membre pelvien. Si les Iguanidés A et B se mêlent étroitement sur tout le bloc sud-américain, les animaux de type A débordent largement vers le nord les autres du bloc opposé. Les premiers atteignent vers l'est la région des grands lacs et vers l'ouest l'Orégon. En outre, au nord du Tropique du Cancer, c'est-à-dire aux États-Unis et au nord du Mexique, les formes de type A dominent nettement dans la zone où A et B se

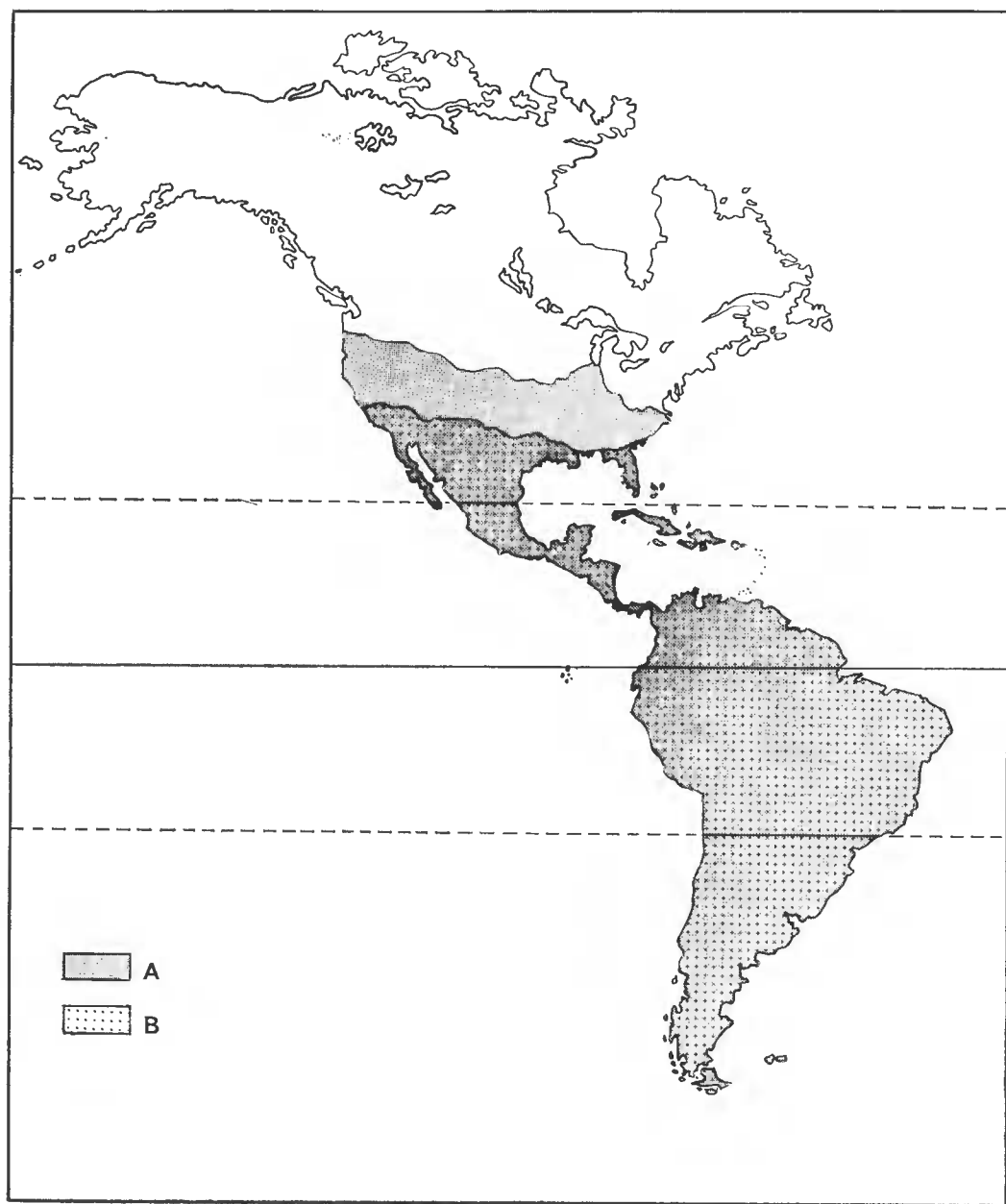


FIG. 1. — Répartition géographique approximative des types d'innervation A et B chez les Iguanidés américains. (Noter la superposition des deux types de population).

mèlent encore, tandis qu'au sud B l'emporte sur A. Le fait que ce dernier type déborde B vers le nord ne nous étonne pas, si nous rappelons ici que, d'après nos travaux précédents, B serait apparu dans l'hémisphère sud au sein d'une population de type A. Plus récent que l'autre, il n'aurait pu se généraliser à l'ensemble de la souche et atteindre notamment la frange nord des populations iguaniennes installées au Nouveau Monde. Si bien que, lors de la jonction des deux Amériques, ce sont surtout des animaux de type A qui sont passés sur le bloc opposé. Les animaux de type B, peut-être en totalité, et un certain nombre d'animaux de type A (comme certains *Tropidurinus*) auraient pu rester cantonnés au sud. Après une nouvelle période de séparation des blocs nord et sud-américains, au cours de laquelle chacun des ensembles aurait évolué séparément, une réunion aurait permis une nouvelle diffusion et interpénétration des Iguanidés dans la zone intertropicale. L'ampleur de ces mouvements a probablement été très faible, sur le bloc nord-américain, notamment, qui se situe presque entièrement au nord des Tropiques. L'isolement génétique, accentué au cours de la séparation des blocs, a dû, en outre, freiner cette extension.

b) EXAMEN DE LA RÉPARTITION DES IGUANIDÉS À PORES ET SANS PORES (fig. 2)

L'Amérique du Nord abrite beaucoup d'animaux pourvus de pores fémoraux. Ceux qui n'en possèdent pas semblent davantage liés à l'Amérique du Sud. Cependant on trouve là aussi quelques espèces où les mâles ont des pores préanaux. Les Iguanidés dépourvus de pores s'étendent de la Patagonie jusqu'au nord du Mexique ; ceux qui en ont, qu'ils soient fémoraux ou préanaux, vont de la Patagonie jusqu'à la région des grands lacs et dépassent donc largement les premiers vers le nord. On pourrait, pour expliquer cette différence d'extension, supposer l'existence, au début, de deux populations, l'une à pores fémoraux, originaire du bloc nord-américain, l'autre sans pores et sud-américaine. Elles se seraient largement interpénétrées lors de la jonction des deux Amériques. Le contact s'étant sans doute effectué dans la zone intertropicale, des migrations auraient probablement eu lieu, de part et d'autre, entre des animaux inféodés à cette région climatique très particulière.

Une telle hypothèse ne saurait cependant expliquer que des animaux pourvus de pores, supposés nord-américains, aient pu franchir les Tropiques et atteindre la Terre de Feu. Il nous faut donc reprendre l'hypothèse exposée plus haut, selon laquelle les Iguanidés proviendraient tous du bloc sud-américain. Il nous faut aussi admettre que si les Iguanidés à pores fémoraux semblent tous être originaires du bloc nord-américain, c'est uniquement parce qu'ils appartiennent aux sous-familles des *Sceloporinés* et des *Iguaninés* actuellement nord-américaines. Dans cette hypothèse, la répartition géographique des pores fémoraux, en particulier, s'expliquerait de la façon suivante. Les (ou la) mutations responsables de ce caractère se seraient produites sur la frange nord de la nappe iguanienne, parmi les populations appelées à passer les premières sur le bloc nord-américain. Naturellement il n'y a aucune raison d'envisager une migration sélective concernant les seules formes pourvues de pores fémoraux. Car la situation particulière, voire même accidentelle, dans cette frange nord, d'animaux dépourvus de pores, a pu faire qu'ils aient migré sur le bloc opposé alors que certains, pourvus de ces pores, soient restés sur place. Ainsi pourrait s'expliquer les superpositions que l'on observe actuellement.



FIG. 2. — Répartition géographique approximative des Iguanidés sans pores et des Iguanidés pourvus de pores fémoraux et de pores préanaux, vivant en Amérique : p. F., Iguanidés à pores fémoraux ; p. P., Iguanidés à pores préanaux ; s. P., Iguanidés sans pores. (Noter la superposition des trois types de population).

Il faut bien se garder d'établir une correspondance parfaite entre l'hypothèse de migration des caractères A et B et celle des caractères présence ou absence de pores fémoraux. Les animaux de type A ne sont pas tous pourvus de ces pores et ceux de type B peuvent parfois en avoir.

Nous avons dit plus haut que B serait apparu dans l'hémisphère sud au sein d'une population de type A. On comprend donc que, lors de la migration des Iguanidés vers le nord, seraient surtout passées les formes caractérisées par le « type d'innervation A » et « la présence de pores ». Une séparation puis une nouvelle jonction des blocs nord et sud-américains ont pu entraîner d'autres migrations. C'est ainsi que des animaux de type A, nord-américains, porteurs ou non du caractère « présence de pores », ont pu migrer secondairement vers le sud, tandis que des animaux de type B, dont quelques-uns peut-être porteurs de pores, pouvaient s'aventurer vers le nord dans les limites de la zone intertropicale. Ces déplacements secondaires nous auraient conduits à la répartition actuelle des divers caractères A, B, absence et présence de pores fémoraux.

Il est beaucoup plus difficile d'expliquer la présence d'Iguanidés à pores préaux au sud de l'Amérique du Sud. Il est incontestable que la tendance à l'acquisition de pores, qu'ils soient fémoraux ou préaux, procède des mêmes ou d'une même mutation. Si cette dernière a circulé dans la frange nord de la souche iguanienne, c'est-à-dire, comme nous le supposons, dans le nord du bloc sud-américain, il faut donc admettre qu'il y a eu d'abord différenciation entre formes à pores fémoraux et formes à pores préaux et que ces dernières, contrairement aux autres, se sont dirigées vers le sud. La possibilité de différenciation entre formes à pores fémoraux d'une part, préaux d'autre part, ne pose en soi aucun problème. On constate en effet qu'elle s'est produite dans d'autres familles de Lacertiliens. La migration vers le sud, par contre, ne va pas sans soulever quelques difficultés. Pourquoi cette direction, en effet, plutôt que celle suivie par les formes à pores fémoraux ? La distribution des premières va peut-être nous aider à répondre à cette question. Quelle est effectivement leur répartition ? Pratiquement tout le continent au sud du tropique du Capricorne et, entre celui-ci et l'Équateur, une mince bande qui longe le Pacifique. Or, cette bande n'est pas quelconque et ne jouit pas, dans son ensemble, d'un climat tropical, puisque nous sommes en pleine zone andine, mais plutôt tempéré et voire froid. On peut très bien imaginer qu'au départ, le nord de cette zone andine a abrité une partie des populations de la frange iguanienne touchée par la tendance à l'acquisition de pores ; qu'ensuite, isolement ou mutation, peut-être même les deux conjugués, ont conduit dans cette région à l'adoption des seuls pores préaux et uniquement chez les mâles ; qu'enfin ces populations qui vivaient dans un milieu plutôt tempéré, voire froid, ont tenté de coloniser des régions de climats comparables. Ne pouvant s'étendre vers le nord de l'Amérique du Sud où régnaient des conditions franchement tropicales, elles n'ont pu que s'aventurer vers le sud du continent par le couloir tempéré froid des Andes. Ainsi pourrait s'expliquer la répartition actuelle des Iguanidés à pores préaux.

Quoiqu'il en soit, les remarques concernant les quatre types A et B, présence et absence de pores, que nous avons rencontrées chez les Iguanidés nous permettent d'établir quelques séparations à l'intérieur de la famille.

c) RÉPERCUSSION DE L'ÉTUDE DE CES QUATRE CARACTÈRES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES SOUS-FAMILLES AMÉRICAINES (fig. 3)

Trois groupes se détachent nettement. Nous rangeons dans le premier les animaux pourvus de pores fémoraux, dans le second ceux qui n'en possèdent pas et, enfin, dans le troisième les quelques Iguanidés à pores préanaux. Dans les deux premiers nous distinguons deux ensembles, l'un de type A et l'autre de type B. Ces séparations ont été reportées sur un tableau où nous avons placé en face de chacun des genres étudiés l'extension en longitude de leur zone de répartition géographique. Du début à la fin des catégories d'Iguanidés ainsi définis, nous observons un déplacement très net du nord vers le sud.

Groupe des Iguanidés à pores fémoraux

Comme nous l'avons dit précédemment, il pourrait descendre d'animaux en majorité de type A qui se situaient sur la frange nord de la nappe iguanienne, là où probablement a diffusé le caractère « glandes fémorales ». On y trouve aussi des Iguanidés probablement localisés, eux, à la limite de cette frange, et où le caractère B est venu supplanter A.

Le premier sous-groupe contient surtout des animaux nord-américains, et est formé de deux tribus, l'une et l'autre caractérisées par le type d'innervation A et la présence de pores fémoraux : celle de l'Iguane, avec les genres *Cyclura*, *Enyaliosaurus*, *Ctenosaura*, *Iguana*, *Sauromalus* et *Dipsosaurus* — au voisinage de laquelle il faut placer *Phrynosoma* — et celle qui réunit les genres *Uma*, *Callisaurus*, *Holbrookia* et *Uta*. De tous ces genres, seul *Iguana* a largement pénétré en Amérique du Sud.

Dans le deuxième sous-groupe nous trouvons des genres dont les répartitions sont beaucoup plus variées, *Crotaphytus*, *Sceloporus* et *Urosaurus* d'une part, centre et nord-américains, *Polychrus*, *Enyalioides* et *Morunosaurus* d'autre part, très nettement sud-américains.

Groupe des Iguanidés sans pores

Il comprend la plupart des animaux de type B et quelques-uns de type A. Le groupe aurait été, à l'origine, éloigné de la bordure nord de la nappe iguanienne où, selon notre hypothèse, serait apparu le caractère « pores fémoraux ». Ces Iguanidés ont très bien pu subir par la suite des migrations vers le Nord, d'amplitude probablement plus faible que

TABLEAU I. — Divisions réalisées chez les Iguanidés américains, en tenant compte des types A, B et de la présence ou de l'absence de pores.

En face de chacun des genres, leur extension en latitude est figurée sous la forme de fuseaux. La région maximale du ventre du fuseau correspond à la densité la plus grande. Le fuseau est noir si la répartition est uniquement continentale et blanc si le genre est localisé aux Antilles. Un hachuré indique une répartition continentale et antillaise, sous une même latitude.

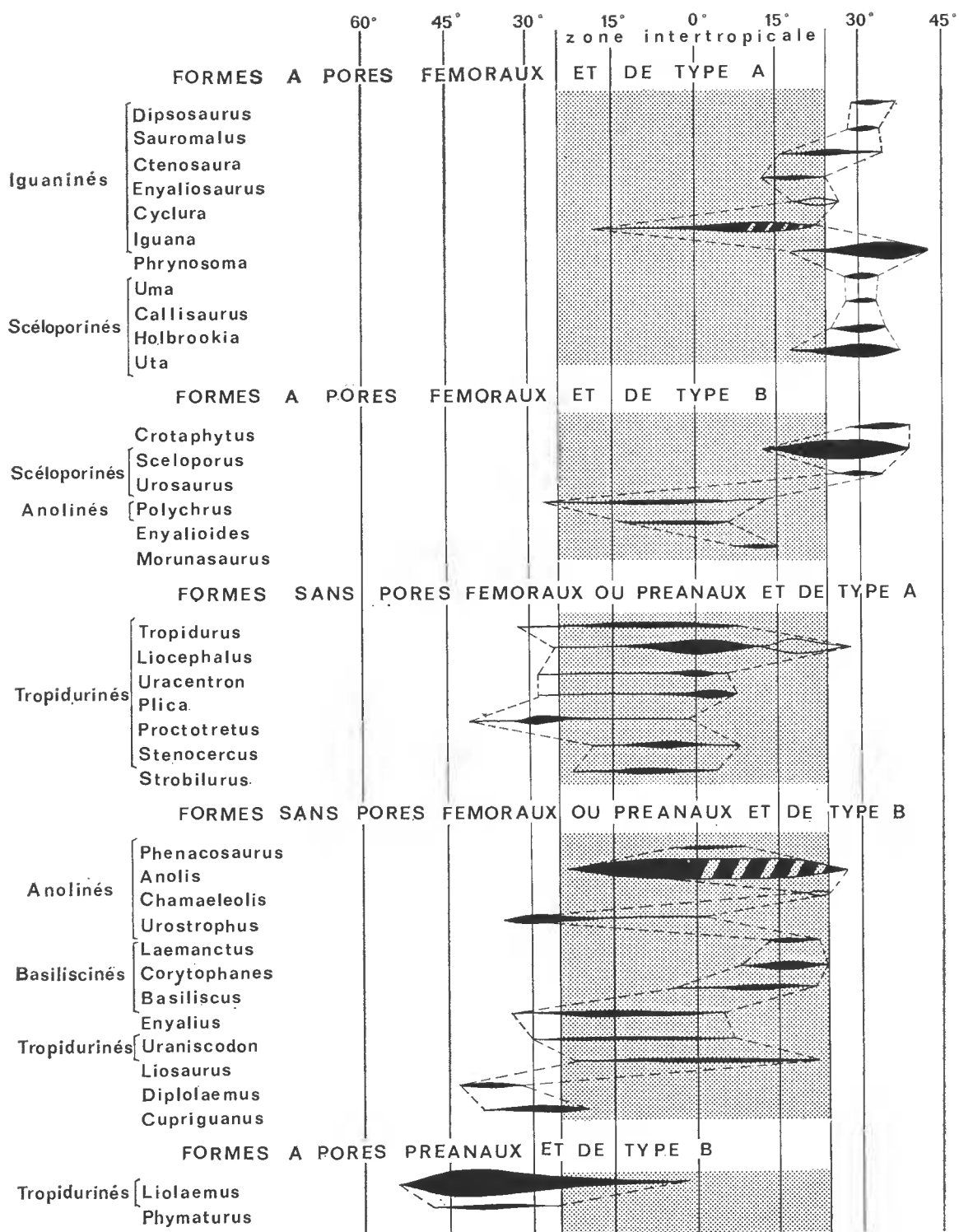


TABLEAU I.

celles effectuées, en sens inverse, par d'autres animaux, l'Iguane par exemple. Cela peut d'ailleurs s'expliquer assez facilement. La zone intertropicale offerte aux Lacertiliens tropicaux sud-américains au nord de leur continent était très restreinte ; elle était très vaste au contraire pour ceux venus du bloc nord qui allaient vers le sud. Ceci n'empêche pas que certaines formes sud-américaines, liées à un biotope plus montagneux, donc moins tropical, aient pu par les cordillères centre-américaines, remonter assez haut en Amérique du Nord. Nous verrons que certains animaux, en effet, atteignent presque le nord du Mexique.

Dans le premier sous-groupe, plusieurs genres appartenant à la tribu du *Tropidurus* se trouvent réunis : *Tropidurus*, *Liocephalus*, *Uracentron*, *Plica*, *Proctotretus* et *Stenocercus*. *Strobilurus* est systématiquement un peu à l'écart de tous ces genres.

Dans le deuxième sous-groupe, à côté de la tribu de l'*Anole*, avec *Anolis* et les genres qui lui sont étroitement apparentés comme *Phenacasa*, *Urostrophus* et *Chameleolis* de Cuba, et celle du Basilique, avec *Basiliscus*, *Laemanctus* et *Corytophanes*, nous trouvons un certain nombre d'autres genres comme *Enyalios*, *Liosaurus*, *Diplolaemus*, *Cupriganus* et enfin le Tropiduriné *Uraniscodon*.

Troisième groupe

Il comprend les genres *Liolaemus* et *Phymaturus*, de type B, chez qui les mâles des différentes espèces possèdent des pores préanaux.

d) DISCUSSION SUR LES GROUPES CRÉÉS

Les groupes que nous avons créés ne doivent pas effacer les anciens. Nous ne voulons apporter, en fait, aux classifications systématiques bien établies que des indications nouvelles de rapports possibles entre les composants d'une même famille. Cependant, une première constatation nous paraît frappante, c'est que certains des groupes séparés ici correspondent, à peu de choses près, à ceux établis récemment par divers auteurs, sur d'autres critères. C'est ainsi qu'ETNERIDGE range dans les Iguanidés les genres : *Brachylophus*, *Conolophus*, *Amblyrhynchus*, *Sauromalus*, *Enyaliosaurus*, *Dipsosaurus*, *Ctenosaura*, *Cyclura*, *Iguana* et en sépare le genre *Crotaphytus* anciennement rattaché aux autres. Nos résultats s'accordent parfaitement aux siens puisque tous ces Iguaninés sont de type A et pourvus de pores fémoraux, sauf *Crotaphytus* qui est de type B. Ce même auteur a reconnu trois sous-groupes de Scéloporinés. Un premier constitué par *Holbrookia*, *Callisaurus* et *Uma*, un second formé par *Uta*, *Urosaurus*, *Sator* et *Sceloporus*, un dernier avec *Petrosaurus*. Nous confirmons l'homogénéité du premier groupe, de type A et à pores fémoraux, mais nous avons trouvé le second hétérogène. En effet, *Uta* est de type A, mais *Urosaurus* et *Sceloporus* sont B. Quant au genre *Petrosaurus* nous n'avons malheureusement pas pu l'obtenir pour en faire la dissection. Ajoutons encore que *Phrynosoma* a été enlevé, par ETNERIDGE, des Scéloporinés. Il nous est difficile de prendre parti ici, en fonction des critères que nous avons reconnus, car ce genre, par la présence d'un type A et celle de pores fémoraux, rappelle à la fois et la totalité des Iguanidés et le premier groupe cité des Scé-

loporinés. ETHERIDGE a notamment rangé dans les Basiliscinés les genres *Basiliscus*, *Lacmanctus* et *Corytophanes*. Nous avons trouvé les mêmes caractéristiques : absence de pores et type B. Les Tropicurinés groupant les genres : *Phrynosoma*, *Ophryoscoptes*, *Ctenoblepharis*, *Uraniscodon*, *Liolaemus*, *Proctotretus*, *Uracentron*, *Plica*, *Tropicurus*, *Stenocercus* et *Liocephalus*, nous semblent assez hétérogènes. Un groupe constitué des six derniers genres cités, de type A et dépourvu de pores, se détache très nettement. Les autres genres, du moins ceux que nous avons pu disséquer, sont B ; certains, de plus, montrent des pores préaux. Dans les Anolinés, ETHERIDGE place plusieurs genres : *Polychrus*, *Anolis*, *Chamaelinorops*, *Chamaeleolis*, *Phenacosaurus*, *Anisolepis*, *Apticholaemus* et *Urostrophus*. Ils sont tous de type B mais *Polychrus* seul possède des pores fémoraux. Tous les autres en sont dépourvus. Cette remarque nous semble extrêmement intéressante.

IV. — LES IGUANIDÉS DU PACIFIQUE

Les Iguanidés du Pacifique sont, comme tous ceux du Nouveau Monde, de type L au membre antérieur. Mais s'ils sont de type A ou B au membre postérieur en Amérique, ils sont exclusivement A dans le Pacifique. Cette identité de trajet nerveux au membre pelvien ne doit cependant pas faire illusion. Car là aussi, comme sur le continent américain, il est possible de distinguer deux groupes d'animaux, ceux qui possèdent des pores fémoraux et ceux qui en n'ont pas.

a) ARCHIPEL DES GALAPAGOS

Iguanidés sans pores et pourvus de pores se mêlent sur cet archipel. Les premiers sont représentés par *Tropicurus*, les autres par *Conolophus* et *Amblyrhynchus*. *Tropicurus* est une forme typiquement sud-américaine, abondante sur la côte pacifique et qui se rattache au premier sous-groupe du deuxième ensemble que nous avons distingué précédemment : animaux de type A, sans pores. *Conolophus* et *Amblyrhynchus* appartiennent, eux, à la tribu de l'Iguane, essentiellement nord-américaine. Ces îles Galapagos pourraient ainsi abriter des animaux d'origines diverses ayant colonisé l'archipel à des moments différents. La très grande spéciation du genre *Tropicurus* — chaque île ou presque possédant son espèce — laisse à penser que l'installation de ce Lézard n'est pas récente, certainement moins que celle des deux autres genres. L'Iguane terrestre (*Conolophus*) ne comporte encore que deux espèces et n'occupe qu'une fraction de l'archipel. L'Iguane marin (*Amblyrhynchus*), dont on ne connaît qu'une seule espèce, a très bien pu atteindre à la nage la plus grande partie des îles. Ces faits, sans être décisifs, plaident quand même en faveur d'une arrivée plus tardive de ces deux genres qui ont peut-être emprunté pour venir une voie différente de celle de *Tropicurus*. Mais peut-être dérivent-ils aussi d'un ancêtre de l'actuel Iguane américain déjà introduit en Amérique du Sud, ou de formes apparentées à celui-ci (si elles ont existé, elles ont en tous cas complètement disparu aujourd'hui).

Quoiqu'il en soit, si les deux Iguanes des Galapagos ont atteint cet archipel à partir de l'Amérique du Sud ils ont pu suivre alors la même voie que *Tropidurus*. Ceci n'implique évidemment pas qu'ils soient venus en même temps que lui.

b) ILES FIDJI ET TONGA

Alors que les problèmes soulevés par la présence d'Iguanidés aux îles Galapagos peuvent être assez facilement résolus, compte tenu de la proximité du continent américain, ceux que pose le genre *Brachylophus*, le seul Iguanidé des îles Fidji et Tonga, ne sont certes pas près de l'être. En effet, cet animal, isolé dans le sud-ouest du Pacifique, se trouve éloigné de tous les autres Iguanidés et situé à peu près à mi-distance des régions où ceux-ci se rencontrent, le Nouveau Monde et les Galapagos d'une part, Madagascar d'autre part. Nous savons toutefois que ce genre présente de grandes ressemblances avec l'Iguane américain, tant par l'allure générale que par la présence de pores fémoraux et les types d'innervation L et A, mais aucune, par contre, avec les formes malgaches. Aussi, *Brachylophus* nous paraît-il s'apparenter nettement aux Iguanidés américains en particulier à la tribu de l'Iguane, ce qui rejoint l'opinion d'ETHERIDGE fondée sur d'autres observations. Le genre dériverait-il directement, par migration, des formes américaines ? Représente-t-il le vestige d'une extension beaucoup plus vaste des Iguanieniens qui aurait pu, à un moment donné, couvrir initialement l'Asie et ses archipels ? La tribu de l'Iguane, si l'on en croit divers auteurs, paraît s'être différenciée sur le bloc nord-américain, même si selon notre hypothèse tous les Iguanidés d'Amérique du Nord ont une origine sud-américaine. Aussi est-il très difficile de prendre parti ; la parole sur ce sujet des liens possibles entre *Brachylophus* et la tribu de l'Iguane reste aux paléontologues, aux biogéographes et aux géophysiciens¹.

c) RÉGION MALGACHE

Les Iguanidés malgaches s'éloignent de tous les autres par leur membre antérieur de type V. Le membre postérieur, de type B, et l'absence de pores fémoraux chez ces animaux, font songer au deuxième sous-groupe du second ensemble des Iguanidés américains qui rassemble des formes essentiellement sud-américaines. Cette liaison suggère une comparaison avec les Boïnés malgaches que l'on retrouve aussi en Amérique du Sud. Mais la valeur à accorder au type d'innervation B du membre pelvien nous paraît moins grande que celle que nous devons reconnaître au type d'innervation V du membre thoracique. Celui-ci semble une acquisition plus récente (JULLIEN et RENOUS-LÉCURU, 1971) qui fait d'ailleurs de ce groupe malgache un îlot au sein de l'ensemble des Iguanidés. Dans cette famille, en effet, ce type V n'évoque aucun autre animal. Il ne rappelle pas non plus la famille des Agamidés, dont tous les représentants sont LB comme beaucoup d'Iguanidés. Par contre

1. Les îles Fidji et Tonga ont pu, à un moment donné de l'histoire du Monde, se trouver rattachées au bloc Afrique, Madagascar, Amérique du Sud, ensemble qui, selon certains comme DIETZ et HOLDEN (1970), aurait existé avant le Jurassique.

ce petit groupe malgache s'avère, de ce point de vue, identique aux Chaméléonidés qui vivent, on le sait, en grand nombre à Madagascar. Les Iguanidés malgaches nous offrent donc la possibilité d'étendre nos comparaisons à l'ensemble des Iguaniens.

V. — CONTRIBUTION DES DIVERS CARACTÈRES ÉTUDIÉS À LA CONNAISSANCE DE L'HISTOIRE DES IGUANIDÉS ET DES IGUANIENS

Nous avons brièvement rappelé, dans le premier chapitre, les résultats auxquels nous étions parvenus dans une précédente note. Les types d'innervation L et A qui se rencontrent chez tous les autres Tétrapodes nous ont semblé représenter le fonds commun sur lequel les caractères V et B seraient venus se greffer, dans la seule lignée lacertilienne. Ces derniers sont une nouveauté en regard des autres. Nous avons de plus examiné la répartition des deux types d'implantations dentaires, pléurodonte, initial, et acrodonte, plus tardif et apparu, semble-t-il, dans le seul infra-ordre des Iguaniens. Les types V et B sont eux, par contre, présents partout. Aussi, nous avons dû admettre que la propagation des caractères V et B, plus importante que celle du caractère responsable de l'acrodontie, s'est faite à un stade plus précoce de l'évolution de la lignée lacertilienne. Ces types V et B ont dû se manifester avant la séparation des divers groupes de cette lignée et leur diffusion a dû, ensuite, être bloquée par les fragmentations qui ont suivi. Le type V moins ancien que L a seulement colonisé les populations dont devaient dériver les Iguanidés malgaches et les Chaméléonidés. A notre avis (JULLIEN et RENOUS-LÉCURU, 1972) ces derniers ne s'enracineraient pas dans les Agamidés, contrairement à ce que pensent certains auteurs, mais dans une fraction de la souche iguanienne, déjà touchée par l'acrodontie qui caractérisera aussi les Agamidés et les caractères V et B qui se rencontreront seuls chez les Iguanidés malgaches.

L'acquisition de pores représenterait aussi (nous l'avons dit plus haut) un caractère nouveau, puisque en dehors de cette lignée, chez aucun autre Tétrapode, nous n'avons rencontré des glandes ayant ces caractéristiques et cette situation particulière. Ces pores, nous les avons rencontrés sporadiquement chez les Iguanidés américains. Tous les Iguanidés et les Scéloporinés en ont. Il en existe chez quelques Tropicurinés, Anolinés et Basiliscinés et une partie des Agamidés en possède aussi. Par contre, fait important, ni les Iguanidés malgaches, ni les Chaméléonidés n'en montrent. Ceci pourrait confirmer une fois encore, s'il en était besoin, les liaisons étroites de ces deux groupes. Les pores sont apparus seulement chez les Agamidés et les Iguanidés américains, et non dans les populations dont ont dérivé Iguanidés malgaches et Chaméléonidés.

Pour comprendre la propagation de ces divers caractères dans la souche iguanienne, il nous faudra tout d'abord placer l'apparition des pores, dans le temps, à une période voisine de celle des types V et B et un peu plus tôt que celle de l'acrodontie, puisque ces pores, comme V et B, se sont étendus à toute la lignée lacertilienne. Nous en trouvons dans d'autres infra-ordres, chez les Geckotiens et les Scincomorphes. Les Anguimorphes paraissent en être tous dépourvus, mais le lieu d'apparition de cette mutation dans la souche lacertilienne pourrait expliquer cette situation (JULLIEN et RENOUS-LÉCURU, 1974).

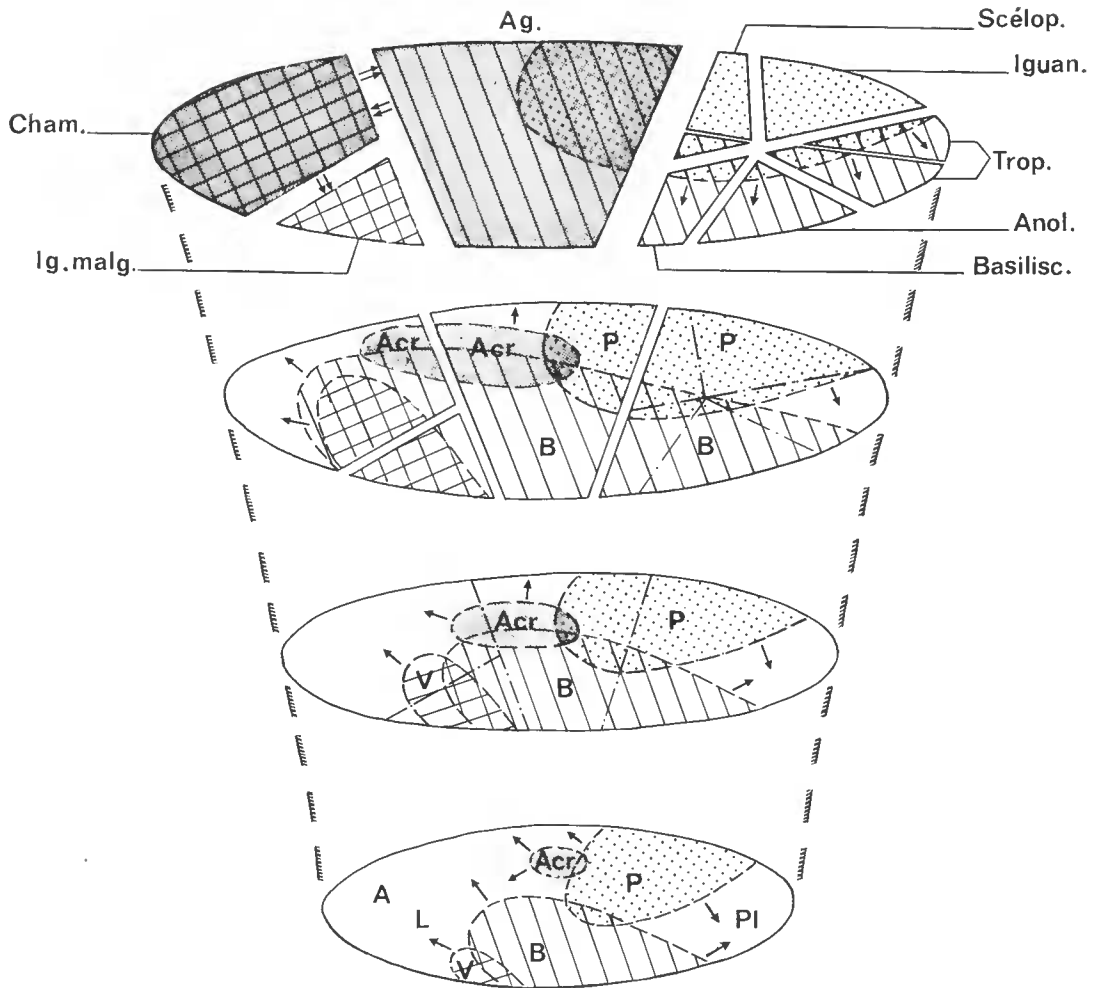


FIG. 3. — Tentative d'explication schématique de la répartition actuelle des types L, V, A, B, pleuro-donte, acrodonte, présence et absence de pores chez les Iguaniens.

L'acrodontie (grisé) et les caractères V (haehuré serré), B (hachuré large) et la présence de pores (pointillé) sont supposés se développer au sein d'une nappe initiale (en blanc), pleurodonte, de types L et A, et très probablement dépourvue de pores. Les scissions représentées sont soit géographiques, soit génétiques. Celles d'un même plan ne sont pas forcément synchrones. Elles doivent être seulement considérées comme des projections survenues antérieurement ou postérieurement au plan concerné. Pour bien montrer les particularités de répartition des caractères B et « présence de pores », chez les Iguanidés américains, nous avons imaginé deux étapes intermédiaires entre le plan initial où les Iguaniens constituent un ensemble géographiquement indivis et le plan final qui montre la répartition actuelle des Iguaniens dans le monde. Les flèches qui partent des Chaméléonidés et des Agamidés illustrent le passage de ces animaux vers des blocs continentaux qu'ils n'occupaient pas, d'après notre hypothèse, initialement : l'Afrique pour les Agamidés, Madagascar et l'Asie pour les Chaméléonidés.

Ag., Agamidés ; Anol., Anolinés ; Basilisc., Basiliscinés ; Cham., Chaméléonidés ; Ig., Iguanidés malgaches ; Iguan., Iguaninés ; Scélop., Scéloporinés ; Trop., Tropidurinés.

A, type d'innervation A ; Acr, dents acrodontes ; B, type d'innervation B ; L, type d'innervation L ; P, présence de pores ; Pl, dents pleurodontes.

Toujours est-il qu'en ce qui concerne l'histoire des seuls Iguaniens, ces pores semblent s'être individualisés sur la frange nord de la nappe au Nouveau Monde et que très tôt sont établies des combinaisons variables des caractères considérés. Les isolements géographiques et génétiques qui ont suivi, à l'origine de coupures importantes et de remaniements, ont conduit progressivement à la répartition actuelle.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAIRS, A. D'A., 1960. — Reptiles : life, history, evolution and structure, New York, Harper 192 p., 12 fig.
- COLE, Ch. J., 1966. — Femoral glands of the Lizard, *Crotaphytus collaris*. *J. Morphol.*, **118** : 119-136.
— Femoral glands in Lizards : a review. *Herpetologica*, **22** : 199-206.
- DIETZ, R. S., et J. C. HOLDEN, 1970. — The breakup of Pangea. *Scient. Am.*, **223** (4) : 30-41, 11 fig.
- ETHERIDGE, R., 1964. — The skeletal Morphology and Systematic Relationships of Sceloporine Lizards. *Copeia*, **4**, December 31 : 610-631.
— 1966. — The Systematic Relationships of West Indian and South American Lizards Referred to the Iguanid Genus *Leiocephalus*. *Copeia*, **1**, March 22 : 79-91, 9 fig.
— 1967. — Lizard caudal Vertebrae. *Copeia*, **4**, December 8 : 699-721, 4 fig.
— 1968. — A review of the Iguanid Lizard Genera *Uracentron* and *Strobilurus*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zoology*, **17** (2) : 45-64, 2 fig.
— 1969. — A review of the Iguanid Lizard genus *Enyalius*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **18** (8) : 231-260, 11 fig.
- GABE, M., et H. SAINT GIRONS, 1965. — Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermiques de la région cloacale chez les Lépidosauriens. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, sér. A, Zool., **33** : 149-292, 15 pl., 22 fig. et 5 tabl.
- GADOW, H., 1881-82. — Beitrage zur Myologie der Hinteren Extremität der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, **7** : 329-466, 5 pl.
- GASC, J. P., A. LAGERON et J. SCHLUMBERGER, 1970. — Morphologie, Histologie et Histochemie des glandes fémorales chez un individu mâle de *Ctenosaura acanthara* (Shaw) (Reptilia, Sauria, Iguanidae), suivi de réflexions sur le rôle des glandes fémorales chez les Lézards. *Morph. Jahrb.*, **114** (4) : 572-590, 13 fig. et 1 tabl.
- HAINES, R. W., 1950. — The flexor muscles of the forearm and hand in Lizards and mammals. *J. Anat. London*, **84** (1) : 13-29.
- HOFFSTETTER, R., 1961. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. Problèmes actuels de Paléont., Colloques internat. du C.N.R.S., Paris : 243-279.
- JULLIEN, R., 1966-1967. — Les deux types d'innervation de la jambe des Lacertiliens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **38** : 767-778, 3 fig.
- JULLIEN, R., et S. RENOUS-LÉCURU, 1971. — Variations du trajet du nerf ulnaire (*ulnaris*) et de l'innervation des muscles dorsaux de la jambe chez les Lacertiliens : valeur systématique et application phylogénique. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 29, janv.-févr. 1972, Zoologie 23 : 207-246.
- JULLIEN, R., et S. RENOUS-LÉCURU, 1971. — Réflexions sur la distribution systématique des pores préanaux et fémoraux dans le sous-ordre des Lacertiliens (Reptiles, Squamates). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 29, janv.-févr. 1972, Zoologie 23 : 247-252.

- LÉCURU, S., 1968. — Myologie et Innervation du membre antérieur des Lacertiliens. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, Sér. A, Zool., **48** : 127-215, 70 fig.
- Constitution du plexus brachial des Lacertiliens (Reptilia). *J. für Hirn.*, **10** (6), 499-513, 10 fig. et 4 tabl.
- MERTENS, R., 1964. — Beobachtungen au Taubwaranen (*Lanthanothus barneensis*) in Terrarium. *Die Aquarien und Terrarien Zeitschrift (Datz)*, **17** (6) : 179-183, 4 pl.
- RENOUS-LÉCURU, S., et R. JULLIEN, 1971. — Les grands troncs nerveux du zeugopode des Lacertiliens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 29, janv.-févr. 1972, Zoologie 23 : 165-206.
- UNDERWOOD, G., 19 . — On Lizards of the family *Pygopodidae*. A contribution to the morphology and phylogeny of the *Squamata*. *J. Morph.*, **100** (2) : 207-268, 11 fig.

Manuscrit déposé le 2 décembre 1971.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e série, n° 29, janv.-févr. 1972,
Zoologie 23 : 253-272.

Achévé d'imprimer le 15 octobre 1972.